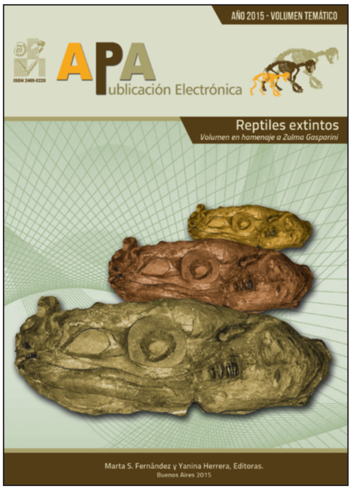
APA Publicación Electrónica
ISSN 2469-0228
www.peapaleontologica.org.ar



SÍNTESIS DEL REGISTRO FÓSIL DE DINOSAURIOS TIREÓFOROS EN GONDWANA

XABIER PEREDA-SUBERBIOLA[1]
IGNACIO DÍAZ-MARTÍNEZ[2]
LEONARDO SALGADO[2]
SILVINA DE VALAIS[2]

[1]Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, 48080 Bilbao, España.
[2]CONICET - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Av. General Roca 1242, 8332 General Roca, Río Negro, Argentina.

Recibido: 21 de Julio 2015 - **Aceptado:** 26 de Agosto de 2015

Para citar este artículo: Xabier Pereda-Suberbiola, Ignacio Díaz-Martínez, Leonardo Salgado y Silvina De Valais (2015). Síntesis del registro fósil de dinosaurios tireóforos en Gondwana. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15(1): 90–107.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.21.07.2015.101

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

APA Publicación Electrónica
Año 2015 - Volumen 15(1): 90-107
VOLUMEN TEMÁTICO
ISSN 2469-0228

SÍNTESIS DEL REGISTRO FÓSIL DE DINOSAURIOS TIREÓFOROS EN GONDWANA

XABIER PEREDA-SUBERBIOLA[1], IGNACIO DÍAZ-MARTÍNEZ[2], LEONARDO SALGADO[2] Y SILVINA DE VALAIS[2]

[1]Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, 48080 Bilbao, España. *xabier.pereda@ehu.eus*

[2]CONICET - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Av. General Roca 1242, 8332 General Roca, Río Negro, Argentina. *inaportu@hotmail.com*; *lsalgado@unrn.edu.ar*; *sdevalais@yahoo.com.ar*

Resumen. Thyreophora es un clado de dinosaurios ornitisquios que reúne a estegosaurios, anquilosaurios y formas basales como *Scelidosaurus*. Su registro fósil se extiende desde el Jurásico Inferior hasta el Cretácico Superior. Muchos de los fósiles de tireóforos descubiertos hasta la fecha provienen de yacimientos situados en el hemisferio norte. No obstante, el registro gondwánico comprende relevantes restos esqueléticos y/o icnitas en Sudamérica, África, Madagascar, Australia, Nueva Zelanda y la Antártida. Los tireóforos podrían estar representados en África desde el Jurásico Inferior–Medio. Se ha documentado su presencia en el Jurásico Superior de Tanzania (estegosaurio *Kentrosaurus*) y en el límite Jurásico–Cretácico de Bolivia (huellas). Durante el Cretácico Temprano, los estegosaurios estuvieron presentes en Sudáfrica (*Paranthodon*) y la Argentina (forma indeterminada), y los anquilosaurios en Australia (*Minmi*). Los anquilosaurios también tienen registro en el Cretácico Superior de Sudamérica (restos esqueléticos en la Argentina y huellas en Bolivia), la Antártida (*Antarctopelta*), Nueva Zelanda y posiblemente Madagascar. La presencia de anquilosaurios y estegosaurios posibles en el Cretácico Superior de la India está sin confirmar. Desde un punto de vista paleobiogeográfico, los tireóforos gondwánicos parecen provenir de diferentes dispersiones desde Laurasia. Los estegosaurios africanos serían el testimonio de dos eventos de dispersión ocurridos durante el Jurásico Medio–Tardío. Los anquilosaurios gondwánicos tampoco resultan de una radiación única: *Minmi* podría representar un linaje relictual establecido en Australia durante el Jurásico antes de la dicotomía Nodosauridae-Ankylosauridae, mientras que los nodosáuridos de la Argentina y la Antártida serían el resultado de una o varias dispersiones desde América del Norte durante el Cretácico Tardío.

Palabras clave. Thyreophora. Stegosauria. Ankylosauria. Jurásico–Cretácico. Gondwana.

Abstract. FOSSIL RECORD OF THYREOPHORAN DINOSAURS IN GONDWANA: A SYNTHESIS. Thyreophora is a clade of ornithischian dinosaurs composed of stegosaurs, ankylosaurs, and basal forms such as *Scelidosaurus*. Thyreophorans have a long fossil record, extending from the Lower Jurassic to the Upper Cretaceous. Most of the fossils come from localities in the Northern Hemisphere. However, the thyreophoran record of Gondwana includes significant skeletal remains and tracks in South America, Africa, Madagascar, Australia, New Zealand and Antarctica. Thyreophorans could be present in Africa since the Early–Middle Jurassic. They are well documented in the Upper Jurassic of Tanzania (stegosaur *Kentrosaurus*) and the Jurassic–Cretaceous transition of Bolivia (tracks). Stegosaurs were present in South Africa (*Paranthodon*) and Argentina (indeterminate form) during the Early Cretaceous, whereas ankylosaurs were present at this time in Australia (*Minmi*). Ankylosaurs have been recorded in the Late Cretaceous of South America (body fossils in Argentina and tracks in Bolivia), Antarctica (*Antarctopelta*), New Zealand, and likely Madagascar. The presence of both ankylosaurs and stegosaurus in India needs to be confirmed. From a palaeobiogeographical point of view, it seems that Gondwanan thyreophorans come from different migrations from Laurasia. The African stegosaurs could be the result of two independent dispersal events during the Middle–Late Jurassic. The Gondwanan ankylosaurs do not come either from a single radiation: *Minmi* may represent a relictual Jurassic ankylosaur lineage in Australia prior to the dichotomy Nodosauridae-Ankylosauridae, whereas the Argentinian and Antarctic nodosaurids probably represent one or several Late Cretaceous dispersals between North and South America.

Key words. Thyreophora. Stegosauria. Ankylosauria. Jurassic–Cretaceous. Gondwana.

Los tireóforos son un grupo de dinosaurios ornitisquios fitófagos principalmente caracterizados por la presencia de osteodermos en la parte dorsal del cuerpo (tireóforo significa precisamente "portador de escudos", en griego). Thyreophora se define filogenéticamente como el clado troncal ("*stem-based*") consistente en todos los ornitisquios más estrechamente emparentados con *Ankylosaurus* que con *Triceratops* (Sereno, 1998; Norman *et al.*, 2004) (Fig. 1). El tér-

mino Thyreophora fue propuesto por Nopcsa (1915) para designar un suborden de ornitisquios cuadrúpedos provistos de osteodermos, que incluía originalmente a estegosaurios, anquilosaurios y ceratopsios. Tras el reajuste sistemático en los años 80, se excluyó a los ceratopsios del clado Thyreophora (Sereno, 1986, 1998).

La monofilia de los tireóforos está plenamente aceptada (Norman *et al.*, 2004; Butler *et al.*, 2008). La presencia de osificaciones dérmicas no es exclusiva de los tireóforos y puede estar presente en otros grupos de dinosaurios (*e.g.*, saurópodos titanosaurios, D'Emic *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2014). No obstante, los tireóforos son los únicos que poseen dorsalmente hileras parasagitales de elementos dermatoesqueléticos, incluyendo numerosos osteodermos individuales. Thyreophora reúne a estegosaurios (todos los tireóforos más emparentados con *Stegosaurus* que con *Ankylosaurus*) y anquilosaurios (todos los tireóforos más emparentados con *Ankylosaurus* que con *Stegosaurus*), ambos conformando Eurypoda, más una serie de formas basales (Sereno, 1986, 1998). Entre las mismas se encuentran *Scelidosaurus*, *Emausaurus* y *Scutellosaurus* (Norman *et al.*, 2004). Los tireóforos basales pudieron ser bípedos o combinar una locomoción bípeda y cuadrúpeda, mientras que los estegosaurios y anquilosaurios eran obligatoriamente cuadrúpedos (Maidment y Barrett, 2014). Los estegosaurios eran formas de mediano tamaño (hasta 9 m de longitud) con dos hileras longitudinales de espinas o placas que se extienden desde la región cervical hasta la caudal; en el extremo de la cola poseían dos pares de espinas alargadas que utilizaban probablemente como sistema de defensa activa (Galton y Upchurch, 2004; Galton, 2012). Alcanzaron su mayor diversidad durante el Jurásico Medio–Tardío. Por su parte, los

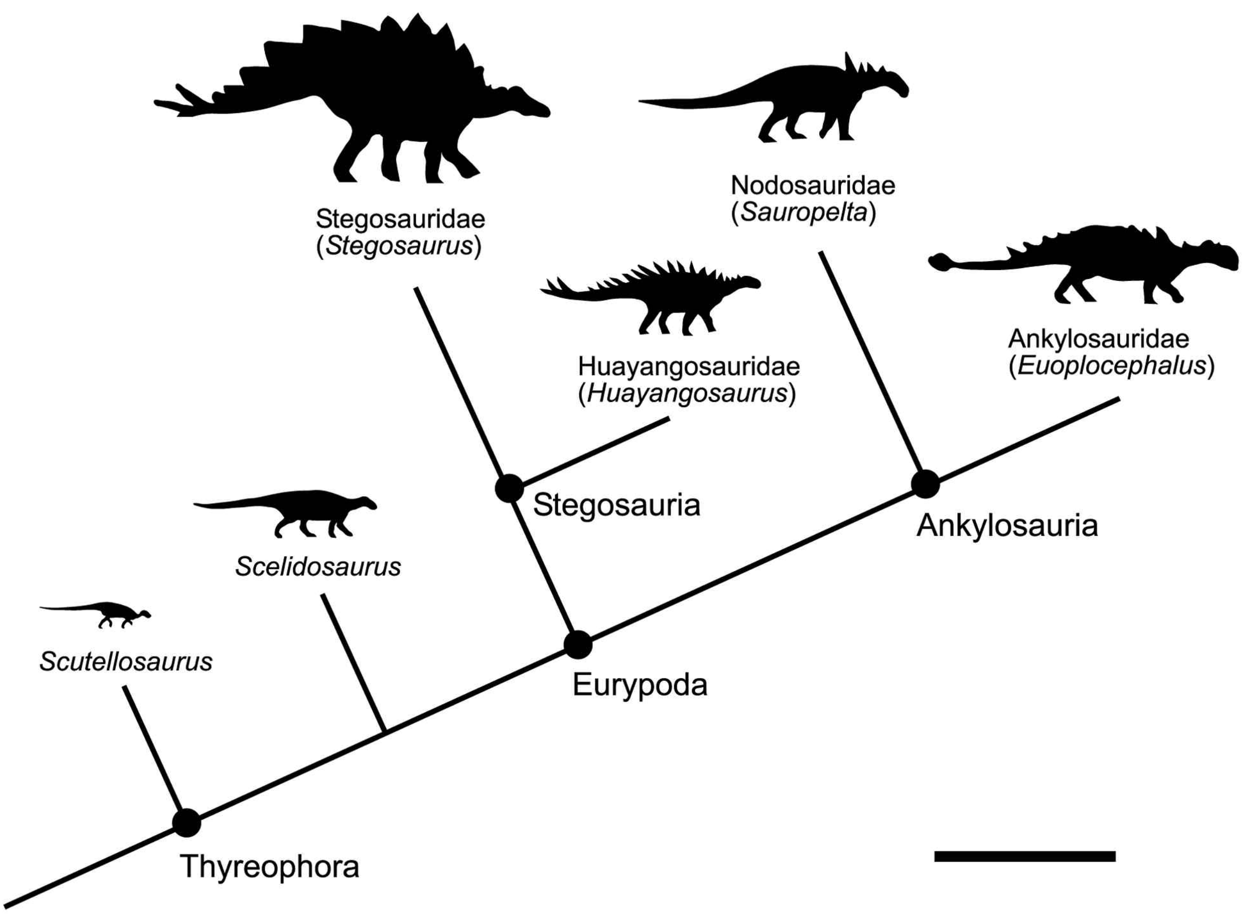


Figura 1. Filogenia simplificada de los Thyreophora según Maidment *et al.* (2008) y Thompson *et al.* (2012). Escala= 4 m.

anquilosaurios son los dinosaurios acorazados por antonomasia, ya que presentan un gran desarrollo del dermatoesqueleto, con una amplia gama de elementos dérmicos de forma y tamaño variable (*e.g.*, espinas, placas, osículos). Asimismo, el cráneo estaba ornamentado con osificaciones dérmicas en sus superficies dorsal y lateral, como resultado de su fusión o de un remodelado de la superficie dorsal del techo craneal (Vickaryous *et al.*, 2001). De tamaño pequeño a mediano, los anquilosaurios son los tireóforos que lograron una mayor diversificación, sobre todo durante el Cretácico (Vickaryous *et al.*, 2004; Carpenter, 2012). Se clasifican generalmente en dos familias: Ankylosauridae y Nodosauridae (Coombs, 1978; Coombs y Maryańska, 1990; Vickaryous *et al.*, 2004). Actualmente, la validez de un tercer clado de anquilosaurios no está consensuada; en efecto, análisis filogenéticos recientes (Thompson *et al.*, 2012; Arbour y Currie, 2015) muestran que los Polacanthidae de Carpenter (2001, 2012) conforman un grupo parafilético compuesto por nodosáuridos y anquilosáuridos basales.

El registro fósil de Thyreophora se extiende desde el Jurásico Inferior hasta el Cretácico terminal, e incluye tanto restos esqueléticos como icnitas. Los restos fósiles de tireóforos se han descubierto en todos los continentes, incluida la Antártida (Gasparini *et al.*, 1987). La mayor parte de los fósiles hallados hasta la fecha proviene de yacimientos situados en los continentes laurasiáticos. Se han reconocido más de 60 especies de tireóforos, muchas de las cuales corresponden a anquilosaurios, habiéndose descrito la mayor parte de las mismas en América del Norte, Asia y Europa (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous *et al.*, 2004; Maidment *et al.*, 2008; Arbour y Currie, en prensa).

El registro gondwánico de tireóforos es más limitado, aunque incluye hallazgos relevantes en Sudamérica (Argentina, Bolivia y Brasil), Australia, África (Marruecos, Níger, Sudáfrica y Tanzania), Madagascar, Nueva Zelanda y la Península Antártica (Fig. 2; Tabs. 1–2). El registro de tireóforos en la India es controvertido.

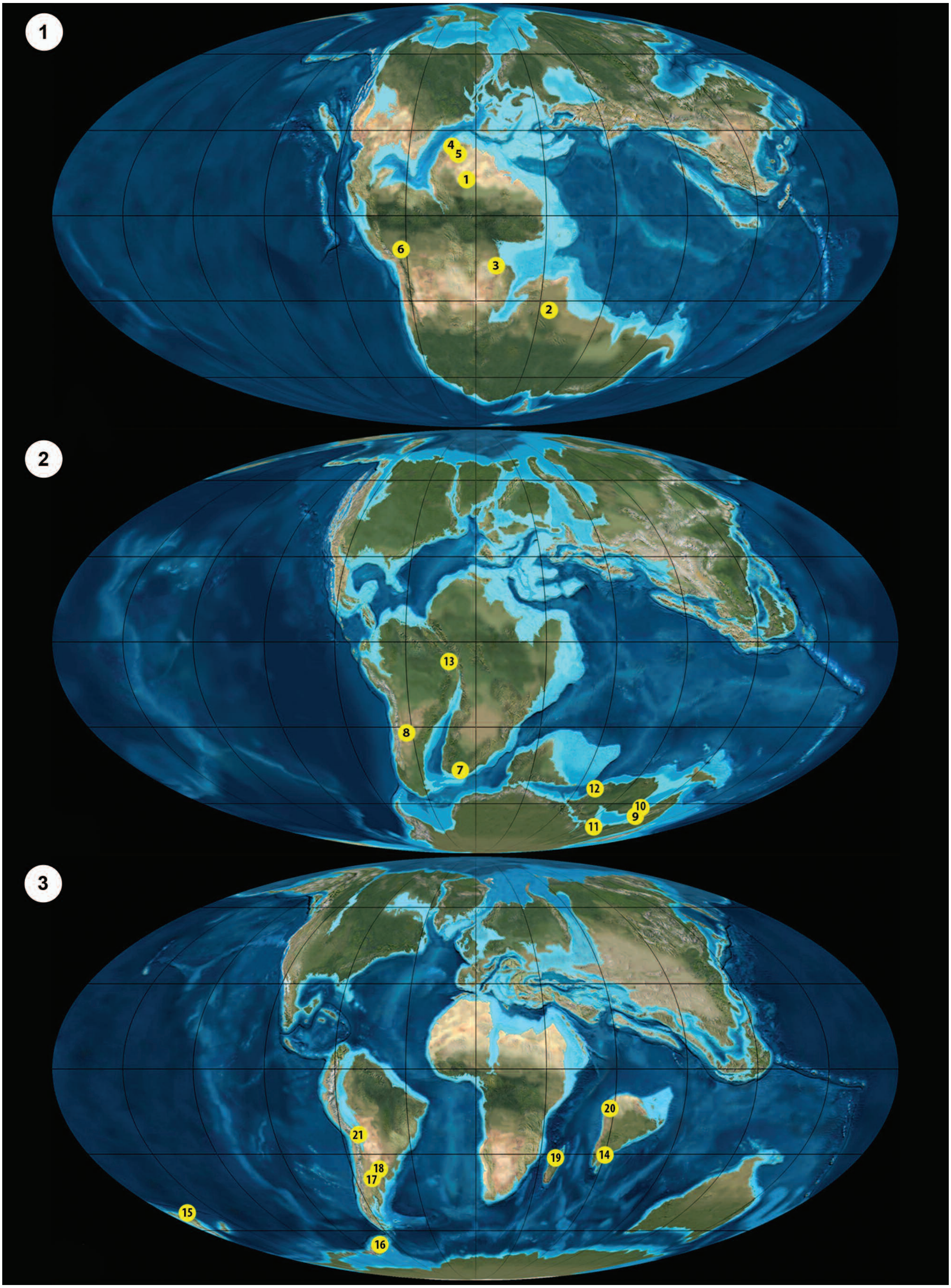
El objetivo de este trabajo es ofrecer una síntesis actualizada del registro osteológico e icnológico de tireóforos en Gondwana. Asimismo, se aportan datos sobre la distribución geográfica y temporal de estos taxones y se discuten las implicaciones paleobiogeográficas de los tireóforos gondwánicos. Para la sistemática de estegosaurios, se ha seguido la propuesta de Maidment *et al.* (2008). En el caso de los anquilosaurios, se ha utilizado básicamente el trabajo de Vickaryous *et al.* (2004), con actualizaciones recientes (Carpenter, 2012; Thompson *et al.*, 2012; Arbour y Currie, 2015, y referencias allí mencionadas). A no ser que se indique, la edad de las unidades fosilíferas está tomada de la base de datos de Weishampel *et al.* (2004).

REGISTRO OSTEOLÓGICO

Jurásico Inferior–Medio

El registro más antiguo de un tireóforo es *Scelidosaurus harrisonii* del Sinemuriense de Inglaterra (Owen, 1861). Otros tireóforos basales del Liásico son *Scutellosaurus lawleri* y *Emausaurus ernsti* (véase Norman *et al.*, 2004). Galton (2005) describió posibles restos apendiculares de estegosaurio en el Triásico Superior (Rético) de Inglaterra. No obstante, es más probable que este material pertenezca a un sauropodomorfo basal (u otro arcosaurio de gran tamaño) que a un estegosaurio (Butler *et al.*, 2006; Redelstorff *et al.*, 2014). El

Figura 2. Distribución geográfica y temporal de los tireóforos de Gondwana. Mapas paleogeográficos tomados de Ron Blakey [http://cpgeosystems.com/mollglobe.html]. **1,** Jurásico Medio–Superior. Registro osteológico: **1,** Thyreophora indet., Fm. Tiouarén, Marruecos; **2,** ?Thyreophora indet., Fm. Kota, India; **3,** estegosaurio *Kentrosaurus aethiopicus*, Fm. Tendaguru, Tanzania. Registro icnológico: **4,** posibles huellas tireóforas, fms. Arganane y Arhbalou, Marruecos; **5,** *Deltapodus* isp., Fm. Iouaridène, y cf. *Stegopodus* isp., Fm. indeterminada, Marruecos; **6,** huellas tireóforas (varios morfotipos), Fm. La Puerta, Bolivia. **2,** Cretácico Inferior. Registro osteológico: **7,** estegosaurio *Paranthodon africanus*, Fm. Kirkwood sup., Sudáfrica; **8,** Stegosauria indet., Fm. La Amarga, Argentina; **9,** anquilosaurio *Minmi paravertebra*, Fm. Bungil, Australia; **10,** *Minmi* sp., fms. Toolebuc y Allaru; Ankylosauria indet., Fm. Winton, Australia; **11,** Ankylosauria indet., "Fm. Wunthaggi" y Fm. Eumeralla, Australia. Registro icnológico: **12,** posibles huellas estegosaurias y cf. *Tetrapodosaurus* isp., Broome Sandstone, Australia; **13,** supuestas icnitas anquilosaurias, Fm. Piranhas, Brasil. **3,** Cretácico Superior. Registro osteológico: **14,** ?Stegosauria indet., Grupo Trichinopoly, India; **15,** Ankylosauria indet., Fm. Tahora, Nueva Zelanda; **16,** anquilosaurio *Antarctopelta oliveroi*, Fm. Santa Marta, Antártida; **17,** Nodosauridae indet., Fm. Allen; ?Ankylosauria indet., Fm. indeterminada del Grupo Neuquén, Argentina; **18,** ?Nodosauridae indet., Fm. Puerto Yeruá, Argentina; **19,** ?Ankylosauria indet., Fm. Maevarano, Madagascar; **20,** ?Ankylosauria indet., Fm. Lameta (Maastrichtiense), India. Registro icnológico: **21,** *Ligabueichnium bolivianum* (¿huellas anquilosaurias o ceratopsias?), Fm. Toro Toro; posibles huellas anquilosaurias, Fm. El Molino, Bolivia. Para más detalles, consúltese el texto y la Tabla 1.


1
4
5
1
6
3
2
2
13
8
7
12
10
9
11
3
20
21
19
14
18
17
15
16

registro óseo más antiguo de indudables estegosaurios proviene del Jurásico Medio de Europa y Asia; se trata de esqueletos articulados de *Huayangosaurus taibaii* en Sichuan (Averianov *et al*., 2007; Maidment *et al*., 2008). Otros estegosaurios del Jurásico Medio son *Chungkingosaurus*, *Gigantspinosaurus* y *Tuojiangosaurus* del Bathoniense–Calloviense de Sichuan (Maidment y Wei, 2006; edad según Li *et al*., 2011), y *Loricatosaurus* del Calloviense de Europa (*Lexovisaurus* según Galton y Upchurch, 2004; véase Maidment *et al.*, 2008). Por su parte, los restos más antiguos de anquilosaurios provienen del Calloviano de Inglaterra (*Sarcolestes*; véase Galton, 1983) y del Bathoniense–Calloviense de China ("*Tianchisaurus*", *nomen dubium* según Vickaryous *et al*., 2004; Arbour y Currie, 2015).

Nath *et al.* (2002) describieron un supuesto tireóforo proveniente de estratos del miembro superior de la Formación Kota de la India, de posible edad liásica (Pliensbachiense–Toarciense según Bandyopadhyay, 1999; Jurásico Medio a Cretácico Inferior según Prasad y Manhas, 2007), y lo asignaron a Ankylosauria. Las afinidades de este espécimen, que consiste en restos maxilares, mandibulares, dientes, vértebras, escápula y osteodermos, son ambiguas: Wilson y Mohabey (2006) consideran que se trata de un crocodilomorfo (¿teleosáurido? según Prasad y Manhas, 2007), mientras que Norman *et al.* (2007) interpretan el material como perteneciente a Thyreophora *incertae sedis*. En África, Ridgwell y Sereno (2010) han descrito de manera preliminar un tireóforo basal en la Formación Tiouarén de Níger (Jurásico Medio según Rauhut y López-Arbarello, 2009). El material consiste en restos desarticulados de varios individuos subadultos y adultos, incluyendo dientes, huesos del esqueleto apendicular y osteodermos. Se trataría de un nuevo taxón, aún sin describir, de unos 2 m de longitud. Ridgwell y Sereno (2010) consideran que es un tireóforo más avanzado que *Scutellosaurus*, pero situado fuera de Eurypoda.

Jurásico Superior

Los estegosaurios alcanzaron una amplia distribución geográfica durante el Jurásico Superior, con registros conocidos en América del Norte, Asia, Europa y África (Galton y Upchurch, 2004; Galton, 2012). Además de *Jiangjunosaurus* del Oxfordiense de la Región Autónoma Uigur de Sinkiang en China (Jia *et al*., 2007), se conoce material indeterminado de estegosaurio en otras regiones de Asia (Averianov *et al*., 2007). En América del Norte, al menos dos especies del icónico *Stegosaurus* (incluido *Hesperosaurus* Carpenter *et al*., 2001) están presentes en el Kimmeridgiense–Titoniense del oeste de Estados Unidos (véase Maidment *et al*., 2008; Galton, 2012, y referencias allí mencionadas). En Europa, se han identificado dos géneros distintos en el Kimmeridgiense–Titoniense de la Península Ibérica: *Dacentrurus* y *Stegosaurus* (Galton, 1991; Casanovas-Cladellas *et al*., 1999; Escaso *et al*., 2007; Maidment *et al*., 2008). *Dacentrurus* también está presente en yacimientos clásicos de Inglaterra y Francia (Galton, 1985, 1991). El género *Miragaia* de Portugal (Mateus *et al*., 2009) es probablemente un sinónimo de *Dacentrurus* (según Cobos *et al*., 2010).

El registro Kimmeridgiense–Titoniense de anquilosaurios en el hemisferio norte parece limitado a América del Norte (*Gargoyleosaurus* y *Mymoorapelta* en el oeste de Estados Unidos) y Europa (*Dracopelta* en Portugal) (véase Pereda-Suberbiola *et al*., 2005; Carpenter, 2012, y referencias allí mencionadas).

En los continentes gondwánicos, únicamente se ha documentado la presencia de tireóforos en el Jurásico Superior de África (Fig. 2A), más concretamente del estegosaurio *Kentrosaurus aethiopicus* en el Kimmeridgiense–Titoniense de Tendaguru, en Tanzania (Hennig, 1915; Galton, 1982). Se estima que durante las excavaciones se recuperaron más de un millar de huesos fósiles de *Kentrosaurus* pertenecientes a unos cincuenta individuos (Hennig, 1925). Parte de este material está hoy extraviado o fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial, aunque se conservan moldes de yeso en el *Museum für Naturkunde* de Berlín, Alemania (véase Maier, 2003). El lectotipo incluye un esqueleto parcial articulado que, junto al paralectotipo, forma parte del esqueleto de Berlín (Mallison, 2011). *Kentrosaurus* es un estegosaurio de tamaño medio (5 m de longitud) caracterizado por presentar vértebras dorsales cuyo arco neural es dos veces más alto que el centro y con una combinación peculiar de placas y espinas en el dermatoesqueleto (Galton, 1982; Maidment *et al*., 2008).

No hay registro conocido de restos esqueléticos de anquilosaurios en el Jurásico de Gondwana.

Cretácico Inferior

La diversidad de los estegosaurios parece reducirse en el Cretácico, mientras que se incrementa notablemente la diversidad de los anquilosaurios. Aun así, se han descrito restos esqueléticos de estegosaurios en el Cretácico Inferior de Europa, Asia, África y Sudamérica. *Dacentrurus* y *Stegosaurus* podrían haber sobrevivido durante el Cretácico Temprano en la Península Ibérica y en China, respectivamente (Maidment *et al.*, 2008). Otros registros en Asia y Europa están basados en restos óseos fragmentarios (Averianov *et al.*, 2007; Maidment *et al.*, 2008; Maidment, 2010).

En los continentes del hemisferio sur, se han registrado estegosaurios en el Cretácico Inferior de África y Sudamérica (Fig. 2B). En África, *Paranthodon africanus* proviene del Valanginiense–Hauteriviense de la Formación Kirkwood de Sudáfrica (edad según Le Loeuff *et al.*, 2012). Está basado en la extremidad rostral de un cráneo con dientes maxilares (Galton y Coombs, 1981). A diferencia de otros estegosaurios, posee un paladar secundario óseo parcialmente desarrollado en el maxilar (Maidment *et al.*, 2008). La presencia de estegosaurios en las "capas con dinosaurios" del Cretácico Inferior de Malawi, citada por Jacobs *et al.* (1990), es dudosa. Otro tanto puede decirse de un supuesto fémur de estegosaurio del Cretácico "medio" de Marruecos (Galton y Upchurch, 2004). En Sudamérica, se ha descrito material indeterminado de estegosaurio en el Barremiense–Aptiense inferior del miembro basal de la Formación La Amarga de Neuquén, en la Argentina (Bonaparte, 1996; Novas, 2009). El material, que consiste en un posible supraorbital, vértebras cervicales y una caudal, así como placas dérmicas, pertenecería a dos individuos (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013). Estos restos fueron asignados a un ornitisquio indeterminado por Maidment *et al.* (2008). Sin embargo, una reevaluación reciente del material indica que presenta una combinación de caracteres únicamente conocida en estegosaurios (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013).

Por lo que respecta a los anquilosaurios, su registro en el Cretácico Inferior cubre América del Norte, Europa, Asia y Australia. Todos los taxones descritos en América del Norte provienen de Estados Unidos (Carpenter y Kirkland, 1998; Vickaryous *et al.*, 2004): *Gastonia* y *Hoplitosaurus* en el Barremiense, *Sauropelta* y *Tatankacephalus* en el Aptiense–Albiense y *Pawpawsaurus*, *Silvisaurus* y *Texasetes* en el Albiense. Además, *Animantarx*, *Cedarpelta* y *Peloroplites* provienen del Albiense–Cenomaniense (Carpenter *et al.*, 2008). En Europa, se reconocen tres géneros con registro básicamente en Inglaterra: *Hylaeosaurus* en el Valanginiense, *Polacanthus* en el Valanginiense–Aptiense y *Anoplosaurus* en el Albiense (Pereda-Suberbiola, 1993; Pereda-Suberbiola y Barrett, 1999; Blows y Honeysett, 2014). En Asia, más precisamente en China y Mongolia, se reconocen los siguientes taxones de anquilosaurio (Han *et al.*, 2014; Arbour y Currie, 2015): *Liaoningosaurus*, *Sauroplites*, *Chuanqilong* (Barremiense–Aptiense), *Shamosaurus* (Aptiense–Albiense) y *Dongyangopelta* (Albiense–Cenomaniense). La edad de *Taohelong* es imprecisa (Yang *et al.*, 2013). *Crichtonpelta* podría provenir del Albiense (Arbour y Currie, 2015).

El único taxón de anquilosaurio descrito para el Cretácico Inferior de Gondwana es *Minmi* del Aptiense–Albiense de Australia (Molnar, 1980, 1996). Basado en dos esqueletos, uno de ellos parcial y otro relativamente completo (asignados respectivamente a *Minmi paravertebra* y *Minmi* sp. indet.), se trata del anquilosaurio mejor conocido en el hemisferio sur. El espécimen más completo parece estar momificado y conserva restos del contenido estomacal (cololito descrito por Molnar y Clifford, 2000). El cráneo carece de la mayoría de las ornamentaciones dérmicas típicas de otros anquilosaurios, por lo que se observan las suturas entre los huesos craneales (Molnar, 1996). Además, este ejemplar conserva la mayor parte de los elementos de la coraza dérmica *in situ* (Molnar, 2001). Por su parte, el holotipo de *M. paravertebra* muestra un tipo particular de tendones osificados ("paravértebras" de Molnar y Frey, 1987), que también está presente en *Minmi* sp. y *Hungarosaurus* del Santoniense de Hungría (Ősi y Makádi, 2009). Por esta razón, Arbour y Currie (2015) consideran que *Minmi paravertebrae* es un *nomen dubium* y proponen que el material de *Minmi* sp. debería asignarse a un nuevo género (véase Agnolín *et al.*, 2010 para una opinión diferente). Barrett *et al.* (2010) y Leahey y Salisbury (2013) mencionan otro material fragmentario de anquilosaurio del Hauteriviense–Cenomaniense de Australia, incluyendo restos articulados o aislados de *Minmi* y dientes de un taxón posiblemente distinto de *Minmi* (Tab. 1).

Se ha citado la presencia de anquilosaurios en el "Conti-

nental Intercalaire" (Albienseo–Cenomaniense) de Mali y Níger, en África (véase Weishampel *et al.*, 2004), pero el material es fragmentario y no ha sido descrito en detalle, por lo que no puede confirmarse.

Cretácico Superior

Durante el Cretácico Tardío, la distribución de los anquilosaurios se hace prácticamente cosmopolita, ya que se han descubierto restos esqueléticos en el Cretácico Superior de todos los continentes excepto África y Oceanía (Weishampel *et al.*, 2004).

Tabla 1. Registro osteológico fósil de dinosaurios tireóforos en Gondwana.

Taxón	*Unidad geológica*	*Edad*	*Procedencia*	*Referencias*
Thyreophora basal				
Thyreophora indet. [1]	*Fm. Tiouarén*	*Jurásico Medio (según Rauhut y López-Arbarello, 2009)*	*Niger*	*Ridgwell y Sereno (2010)*
*?Thyreophora indet. [2] (podría ser un crocodilomorfo) **	*Fm. Kota (sup.)*	*Liásico? (Jurásico Medio–Cretácico Inferior según Prasad y Manhas, 2007)*	*India*	*Nath* et al. *(2002)*
Stegosauria				
Kentrosaurus aethiopicus *[3]*	*Fm. Tendaguru*	*Kimmeridgiense superior–Titoniense (según Le Loeuff* et al.*, 2012)*	*Tanzania*	*Hennig (1915, 1925); Galton (1982)*
Paranthodon africanus *[7]*	*Fm. Kirkwood*	*Valanginiense–Hauteriviense (según Le Loeuff* et al.*, 2012)*	*Sudáfrica*	*Galton y Coombs (1981)*
Stegosauria indet. [8]	*Fm. La Amarga*	*Barremiense–Aptiense inferior*	*Argentina*	*Bonaparte (1996); Novas (2009); Pereda-Suberbiola* et al. *(2013)*
*?Stegosauria indet [14] (dudoso)**	*Gr. Trichinopoly*	*Coniaciense*	*India*	*Yadagiri y Ayyasami (1979); Galton (2012)*
Ankylosauria				
Minmi paravertebra *[9]*	*Fm. Bungil*	*Aptiense*	*Australia*	*Molnar (1980)*
Minmi *sp. [10]*	*Fms. Toolebuc y Allaru*	*Albiense*	*Australia*	*Molnar (1996)*
Ankylosauria indet. [11]	*"Fm. Wonthaggi"*	*Hauteriviensesuperior–Albiense*	*Australia*	*Barrett* et al. *(2010)*
	Fm. Eumeralla	*Aptiense superior–Albiense*		
Ankylosauria indet. [10]	*Fm. Winton*	*Albiense superior–Cenomaniense*	*Australia*	*Leahey y Salisbury (2013)*
Ankylosauria indet. [15]	*Fm. Tahora*	*Campaniense*	*Nueva Zelanda*	*Molnar y Wiffen (1994)*
Antarctopelta oliveroi *[16]*	*Fm. Santa Marta*	*Campaniense superior–Maastrichtiense inferior (según Olivero, 2012)*	*Antártida*	*Gasparini* et al. *(1987, 1996); Salgado y Gasparini (2006); Arbour y Currie (2015)*
Nodosauridae indet. [17]	*Fm. Allen*	*Campaniense–Maastrichtiense*	*Argentina*	*Coria y Salgado (2001)*
?Nodosauridae indet. [18]	*Fm. Puerto Yeruá*	*Cretácico Superior?*	*Argentina*	*De Valais* et al. *(2003); Novas (2009)*
?Ankylosauria indet. [17]	*Fm. indet., Gr. Neuquén*	*Cretácico Superior*	*Argentina*	*Huene (1929); Novas (2009)*
?Ankylosauria indet. [19]	*Fm. Maevarano*	*Maastrichtiense*	*Madagascar*	*Piveteau (1926); Maidment* et al. *(2008)*
?Ankylosauria indet. [20] (sin describir)	*Fm. Lameta*	*Maastrichtiense*	*India*	*Chatterjee y Rudra (1996)*

Los números entre corchetes hacen referencia a los mapas de la Figura 2. Se indica con un asterisco el material cuyas afinidades son controvertidas. ***Abreviaturas: Gr,*** *Grupo;* ***Fm.,*** *Formación.*

En América del Norte se ha reconocido más de una docena de taxones entre Estados Unidos y Canadá: *Nodosaurus* y *Stegopelta* en el Cenomaniense, *Niobrarasaurus* en el Coniaciense–Campaniense, y *Ahshislepelta*, *Aletopelta*, *Ankylosaurus*, *Edmontonia*, *Euoplocephalus*, *Glyptodontopelta*, *Nodocephalosaurus*, *Panoplosaurus* y *Ziapelta* en el Campaniense–Maastrichtiense (Vickaryous *et al.*, 2004; Carpenter, 2012; Arbour y Currie, 2015). *Anodontosaurus*, *Dyoplosaurus* y *Scolosaurus*, del Campaniense–Maastrichtiense de Canadá, podrían ser taxones válidos o sinónimos de *Euoplocephalus* (Coombs y Maryańska, 1990; Arbour y Currie, 2013, 2015). En Asia, la diversidad es menor, con taxones definidos en Mongolia, China y Uzbequistán: *Talarurus* y *Tsagantegia* (Cenomaniense–Santoniense), *Gobisaurus* (Turoniense), *Pinacosaurus*, *Saichania*, *Tarchia* y *Zaraapelta* (Campaniense) (Arbour y Currie, 2015). En Europa, únicamente se han identificado los géneros *Hungarosaurus* en el Santoniense y *Struthiosaurus* en el Santoniense–Maastrichtiense (Garcia y Pereda-Suberbiola, 2003; Ősi, 2005; Ősi *et al.*, 2014).

En el hemisferio sur, se han descrito restos esqueléticos de anquilosaurios en el Cretácico Superior de la Antártida, Argentina, Nueva Zelanda, Madagascar y la India (Gasparini *et al.*, 1996; Weishampel *et al.*, 2004) (Fig. 2C).

El material de anquilosaurio antárctico, primer dinosaurio descrito en dicho continente, proviene de estratos marinos del Campaniense superior–Maastrichtiense inferior (edad según Olivero, 2012) de la Isla James Ross, al noreste de la Península Antárctica (Gasparini *et al.*, 1987). Los restos consisten en un fragmento de dentario, dientes, vértebras de la región cervical, dorsal, sacra y caudal, costillas, escápula e ilion fragmentarios, metápodos, falanges y elementos del dermatoesqueleto, que podrían pertenecer a un único individuo (Gasparini *et al.*, 1996), que se halló asociado a invertebrados, peces y reptiles marinos (Olivero *et al.*, 1991; Salgado y Gasparini, 2006). Pequeños osículos dérmicos asociados a las costillas presentan una estructura histológica original (Ricqlès *et al.*, 2001). A partir del material mencionado y de algunos restos adicionales, Salgado y Gasparini (2006) erigieron *Antarctopelta oliveroi* considerándolo como un Ankylosauria *incertae sedis* de tamaño pequeño o mediano (3–4 m de longitud). Recientemente, Carpenter (2012) y Arbour y Currie (2015) han puesto en duda la validez de este taxón aduciendo que está basado en material no diagnóstico y que algunos elementos del holotipo pueden pertenecer a plesiosaurios y mosasaurios. Arbour y Currie (2015) consideran que es un *nomen dubium* y asignan el material de anquilosaurio a un Nodosauridae indeterminado.

El material argentino proviene del Campaniense–Maastrichtiense de la provincia de Río Negro en el norte de la Patagonia, e incluye restos aislados (un diente, vértebras dorsales y caudales, un fémur y varios osteodermos) que podrían pertenecer a uno o varios individuos de pequeño tamaño (Coria y Salgado, 2001). Estos autores asignaron este material a un nodosáurido indeterminado. Según Arbour y Currie (2015), la forma de los anillos cervicales (conservados de manera fragmentaria) y las marcadas inserciones musculares del fémur son muy diferentes a las de otros anquilosaurios, sugiriendo que se trata de un nuevo taxón. Además, Novas (2009) menciona otros restos del Cretácico Superior de la Patagonia que podrían pertenecer a anquilosaurios. Se trata de una espina dérmica descrita por Huene (1929), hallada en estratos del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro y que está actualmente en paradero desconocido, y un osteodermo carenado descubierto en la Formación Puerto Yeruá de la provincia Entre Ríos que es similar en forma a una de las placas dérmicas asignadas a Nodosauridae por Coria y Salgado (2001) (véase de Valais *et al.*, 2003).

En Nueva Zelanda, Molnar y Wiffen (1994) han descrito una costilla y dos vértebras caudales articuladas como pertenecientes a anquilosaurios. El material procede de niveles litorales de la Formación Tahora (Campanienses) de la isla Norte.

En Madagascar, dos dientes descubiertos en estratos de la Formación Maevarano (Maastrichtienses) al noroeste de la isla fueron asignados al estegosaurio *Stegosaurus madagascariensis* por Piveteau (1926). Según Maidment *et al.* (2008), estos dientes no son de estegosaurio y pertenecen probablemente a un anquilosaurio.

En la India, se ha mencionado el hallazgo de restos fósiles de anquilosaurios en varios yacimientos maastrichtienses, pero las evidencias conocidas son cuestionables. Matley (1923) definió el taxón *Lametasaurus indicus* a partir de restos postcraneales (sacro, iliones, tibia, osteodermos) descubiertos en estratos de la Formación Lameta cerca de Jubulpur, en el estado de Madhya Pradesh, situado en el

centro de la India. El material, cuyo paradero actual se desconoce, fue originalmente interpretado como terópodo, posteriormente como estegosaurio (Matley, 1923) y finalmente asignado a un anquilosaurio (Huene y Matley, 1933). Huene y Matley (1933) mencionaron (sin figurar) dos tipos adicionales de elementos dérmicos supuestamente de anquilosaurio hallados en el mismo yacimiento. Parte del material dérmico, incluido un osteodermo de gran tamaño (Matley, 1931), ha sido reinterpretado como perteneciente a un titanosaurio (Galton, 1981; Carrano *et al.*, 2010). El taxón *Lametasaurus indicus* es considerado una quimera por algunos autores, al estar basado supuestamente en restos de un terópodo abelisaurio y de un saurópodo titanosaurio (Chakravarti, 1935; Chatterjee y Rudra, 1996; Wilson *et al.*, 2003). Carrano y Sampson (2008) lo incluyen en su discusión sobre abelisaurios de la India como un posible sinónimo de *Indosaurus* y/o *Rajasaurus*. Para Novas *et al.* (2010), *Lametasaurus* es un *nomen dubium*. Chatterjee y Rudra (1996) se han hecho eco del hallazgo de nuevo material de anquilosaurio en la Formación Lameta del estado de Gujarat, al oeste de la India, consistente en vértebras aisladas, escapulocoracoides, fémur y varios osteodermos. No obstante, estos fósiles no han sido hasta ahora descritos en detalle.

La supervivencia de los estegosaurios en el Cretácico Tardío es objeto de debate. Yadagiri y Ayyasami (1979) definieron *Dravidosaurus blandfordi* a partir de un esqueleto parcial descubierto en el Coniaciense del estado de Tamil Nadu, al sur de la India. Chatterjee y Rudra (1996) concluyeron que los restos –que incluyen aparentemente huesos craneales y placas dérmicas– no presentan semejanzas con los estegosaurios, e identificaron algunos elementos como pertenecientes a plesiosaurios. *Dravidosaurus blandfordi* es generalmente considerado un *nomen dubium* (Maidment *et al.*, 2008). No obstante, Galton (2012) defiende que el material debe ser reexaminado porque un diente presenta una morfología de tipo estegosaurio. Yadagiri y Ayyasami (1979) también mencionaron el hallazgo de restos de estegosaurios en el Maastrichtiense del sur de la India, pero este material nunca ha sido descrito –Galton (2012) hace referencia a la fotografía de una placa dérmica publicada por Yadagiri y Ayyasami (1978)–. Por último, el supuesto estegosaurio *Brachypodosaurus gravis* está basado en un húmero aislado del Maastrichtiense de Madhya Pradesh (Chakravarti, 1934). Sin embargo, no se han podido confirmar las afinidades de este taxón (Galton, 1981; citado como Ankylosauria *nomen dubium* por Vickaryous *et al.*, 2004). Por último, Lamanna *et al.* (2004) han puesto de relieve la ausencia de material fósil incuestionable de tireóforos (y de ornitisquios en general) en el Cretácico Superior post-Cenomaniense de Indo-Pakistán.

REGISTRO ICNOLÓGICO

Jurásico Inferior–Medio

Las icnitas asignadas a tireóforos más antiguas provienen del Jurásico Inferior de Europa y consisten en rastrilladas de cuadrúpedos del Hettangiense de Francia y Polonia (Gierliński, 1999; Le Loeuff *et al.*, 1999; Lockley y Meyer, 2000). En el Triásico final de Suecia se ha descrito una huella del pie aislada de un posible tireóforo (Milàn y Gierliński, 2004), aunque no se descarta que corresponda a un ornitisquio basal no tireóforo. Otras supuestas huellas de tireóforo provienen del Pliensbachiense de Italia (Avanzini *et al.*, 2001), y del Jurásico Medio de Dinamarca y Tayikistán (Milàn y Bromley, 2005; Li *et al.*, 2012). La afinidad de estas huellas (algunas de ellas asignadas a los icnogéneros *Moyenisauropus*, *Anomoepus* y *Ravatichnus*) es actualmente objeto de debate. Igualmente controvertidas son las icnitas de *Shenmuichnus* del límite Triásico/Jurásico de China, que han sido interpretadas por algunos autores como posibles huellas de tireóforos (Xing *et al.*, 2013).

Las huellas más antiguas relacionadas con estegosaurios asignadas al icnotaxón *Deltapodus* provienen del Aaleniense de Inglaterra (Whyte y Romano, 2001). Según Romano y Whyte (2015), icnitas asignadas a *Charaichnos* en los mismos niveles podrían corresponder a estegosaurios nadadores. Recientemente, se ha mencionado la presencia de huellas comparables a las de *Deltapodus* en el Jurásico Inferior–Medio de China (Xing *et al.*, 2015).

En Gondwana, más concretamente en África, se conocen rastrilladas cuadrúpedas y bípedas, vinculadas a supuestos tireóforos en el Jurásico Inferior (Pliensbachiense) del Alto Atlas Central de Marruecos (Hadri *et al.*, 2007; Boutakiout *et al.*, 2014) (Fig. 2A). En el Jurásico Medio de Marruecos también se han descrito icnitas de tipo *Stegopodus* (Gierliński *et al.*, 2009), pero su atribución a estegosaurios plantea dudas (véase más abajo).

Jurásico Superior

El registro icnológico del Jurásico Superior ha proporcionado posibles icnitas y rastrilladas asignadas a estegosaurios en Europa, América del Norte, Asia y África. Se han reconocido icnitas de *Deltapodus* en el Jurásico Superior de Portugal (Mateus *et al.*, 2011), España (Lockley *et al.*, 2008), Estados Unidos (Milàn y Chiappe, 2009) y Marruecos (Belvedere y Mietto, 2010). En España, el registro de *Deltapodus* se extiende hasta el límite Jurásico–Cretácico de Teruel (Cobos *et al.*, 2010) y el Cretácico basal de Soria (Pascual *et al.*, 2012). Las icnitas de Marruecos, que consisten en dos huellas del pie, son la primera y única evidencia de la presencia de *Deltapodus* en África y en los continentes de Gondwana (Belvedere y Mietto, 2010). El icnotaxón *Stegopodus* se definió en el Jurásico Superior de Norteamérica (Lockley y Hunt, 1998). *Stegopodus* se suele interpretar como perteneciente a un posible estegosaurio, aunque Senter (2010) ha puesto en duda esta asignación basándose en la morfología de las huellas de las manos tras compararlas con la configuración metacarpiana de los estegosaurios. La presencia de *Stegopodus* en el Jurásico Superior de Europa, concretamente en Asturias, es controvertida (Lockley *et al.*, 2008). Más dudas aún plantea la presencia de *Stegopodus* en el Jurásico Medio de Dinamarca y Marruecos (Gierliński *et al.*, 2009; Milàn, 2011).

En Sudamérica, se han descrito huellas de supuestos estegosaurios y otros tireóforos en el límite Jurásico–Cretácico de Tunasniyoj en Bolivia (Apesteguía y Gallina, 2011). Estos autores identifican rastrilladas cuadrúpedas pertenecientes a posibles estegosaurios basales (icnotaxones A y B). No obstante, esta interpretación es problemática, ya que las impresiones de los pies son tetradáctilas, a diferencia de todos los estegosaurios conocidos, cuyo pie es funcionalmente tridáctilo (Galton y Upchurch, 2004).

Con la posible excepción de una huella de mano pentadáctila del Jurásico Superior de Estados Unidos (Hups *et al.*, 2008) y de varios rastros con impresiones de mano (pentadáctila) y pie (tetradáctila) del límite Jurásico–Cretácico de Bolivia (Apesteguía y Gallina, 2011), las icnitas relacionadas con anquilosaurios provienen de yacimientos cretácicos (McCrea *et al.*, 2001).

Cretácico Inferior

Además de las icnitas del Cretácico basal de España (Pascual *et al.*, 2012), se han descrito rastros de *Deltapodus* en el Cretácico Inferior de China (Xing *et al.*, 2013). A diferencia de otras posibles huellas de estegosaurio asignadas a este icnotaxón, las icnitas de la Región Autónoma Uigur de Sinkiang en China conservan las impresiones de las manos bien conservadas, en particular las de los dígitos I y II.

Se conocen icnitas de anquilosaurios en una veintena de yacimientos cretácicos; algunos de estos afloramientos, localizados en América del Norte, Europa y, con reservas, Asia, son del Cretácico Inferior (McCrea *et al.*, 2001; Petti *et al.*, 2010). Se reconocen al menos dos icnotaxones relacionados con anquilosaurios en el Cretácico Inferior de Laurasia: *Metatetrapous* en el Berriasiense de Alemania (Hornung y Reich, 2014) y *Tetrapodosaurus* en el Aptiense de Canadá (Carpenter, 1984). *Tetrapodosaurus* estaría también presente en yacimientos del Albiense–Cenomaniense de Canadá y Alaska (McCrea *et al.*, 2001; Gangloff *et al.*, 2004). *Qijiangpus* del Barremiense–Aptiense de China ha sido propuesto como un icnotaxón relacionado con un anquilosaurio con manos tetradáctilas y pies pentadáctilos (Xing *et al.*, 2007; véase discusión en Lockley *et al.*, 2013; Hornung y Reich, 2014). Las afinidades del icnotaxón *Macropodosaurus*, del Albiense–Cenomaniense de Tayikistán, son igualmente objeto de debate (McCrea *et al.*, 2001; Gierliński y Lockley, 2013).

En los continentes del hemisferio sur, huellas tireóforas cuadrúpedas del Valanginiense–Barremiense de la Broome Sandstone en Australia podrían corresponder a estegosaurios (Salisbury *et al.*, 2014). Otras icnitas de la misma región y edad, descritas en un principio como estegosaurianas, podrían haber sido producidas por anquilosaurios, ya que combinan huellas de pies tetradáctilas y manos pentadáctilas (cf. *Tetrapodosaurus* según McCrea *et al.*, 2011). Huene (1931) mencionó la posible presencia de huellas producidas por anquilosaurios en Brasil. Las rastrilladas, que podrían provenir de la Formación Piranhas (Novas, 2009; pre-Aptiense según Leonardi, 1984), conservan huellas pseudobípedas (Thulborn, 1990: fig. 6.41b). Mientras Thulborn (1990) aceptó la interpretación original de Huene, Haubold (1971) sugirió que el productor pudo ser un ceratopsio. También en Brasil, icnitas de *Caririchnium* de la Formación Antenor Navarro (Berriasiense–Hauteriviense) de Paraíba fueron asig-

nadas a un supuesto estegosaurio por Leonardi (1984, 1989), pero han sido reinterpretadas como huellas producidas por un ornitópodo cuadrúpedo (Lockley y Wright, 2001; Díaz-Martínez *et al.*, 2015).

Supuestas huellas de estegosaurios del Cretácico Inferior fueron citadas en Chile (Gregory *in* Galli y Dingman, 1962; Leonardi, 1994; Rubilar-Rogers *et al.*, 2008), pero las mismas no han sido adecuadamente descritas ni figuradas (Lockley y Hunt, 1998).

Cretácico Superior

McCrea *et al.* (2001) mencionan varias localidades del Cretácico Superior con huellas de probables anquilosaurios en Asia, Norteamérica y Sudamérica. En Europa, las icnitas de *Apulosauripus* del Coniaciense–Santoniense de Italia han sido reinterpretadas como de un posible anquilosaurio por Gierliński y Sabath (2008), en vez de hadrosaurias como se publicó originalmente (Nicosia *et al.*, 2000). No obstante, Petti *et al.* (2010) descartan a los anquilosaurios como posibles productores, ya que las impresiones de las manos son tridáctilas. Por su parte, Contessi (2013) asigna icnitas similares del Albiense de Túnez a cf. *Apulosauripus*, y las interpreta como pertenecientes a un ornitópodo basal (no hadrosaurio).

El icnotaxón *Ligabueichnium bolivianum* fue definido por Leonardi (1984) a partir de huellas descubiertas en la Formación Toro Toro (Campaniense según Meyer *et al.*, 2001) del Departamento de Potosí, en Bolivia. Para Leonardi (1984, 1994), las dos rastrilladas son cuadrúpedas (pero de apariencia bípeda debido a la superposición de las huellas), y las huellas de los pies son pentadáctilas (o quizás tetradáctilas). Leonardi (1994) sugirió que las icnitas podían ser las de un anquilosaurio de gran tamaño, aunque no descartó que el productor fuera un ceratopsio, por lo que su interpretación es problemática (Novas, 2009). Por otra parte, McCrea *et al.* (2001) y Meyer *et al.* (2001) han descrito media docena de rastrilladas de posibles anquilosaurios en el yacimiento Cal Orck'O, de la Formación El Molino (Maastrichtiense), cerca de Sucre (Bolivia). Como en el caso de Toro Toro, las icnitas corresponden a un animal de mediano tamaño (unos 6–7 m de longitud según Novas, 2009).

En la India, una pequeña huella del Maastrichtiense de Gujarat, considerada como una impresión de mano de saurópodo (Mohabey, 1986), ha sido reinterpretada como una icnita del pie de tipo *Deltapodus* por Mateus *et al.* (2011). Esta misma icnita fue previamente comparada con una huella del pie ornitópoda (Thulborn, 1990), o incluso terópoda (Jain, 1989). Como se ha visto, *Deltapodus* es un iconotaxón cuyo rango estratigráfico conocido va del Jurásico Medio al Cretácico Inferior. La evidencia disponible actualmente no permite confirmar la presencia de estegosaurios en el Cretácico Superior de la India (véase más arriba).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Formas basales de Thyreophora están presentes en Laurasia desde el Jurásico Inferior. La escasez o aparente ausencia de restos fósiles de tireóforos en el Liásico de Gondwana podría ser debido a un artefacto de muestreo (Irmis y Knoll, 2008). Recientes hallazgos en África, incluyendo icnitas de supuestos tireóforos en el Jurásico Inferior y Medio de Marruecos (véase Boutakiout *et al.*, 2014) y restos esqueléticos de un tireóforo basal en el Jurásico Medio de Níger (Ridgwell y Sereno, 2010), apoyan la hipótesis de que los tireóforos tuvieron una distribución temprana en los continentes del hemisferio sur.

El registro de tireóforos en Gondwana es considerablemente más fragmentario y menos diverso que el conocido en los continentes de Laurasia (Weishampel *et al.*, 2004). No obstante, ha proporcionado hallazgos notables, que consisten en restos esqueléticos y/o huellas, en Sudamérica, África, Madagascar, Australia, Nueva Zelanda y la Antártida (Tabs. 1–2). Hasta la fecha, se han definido dos estegosaurios en África: *Paranthodon africanus* en el Jurásico Superior de Sudáfrica (Broom, 1912) y *Kentrosaurus aethiopicus* en el Cretácico Inferior de Tanzania (Henning, 1915), y dos anquilosaurios: *Minmi paravertebra* en el Cretácico Inferior de Australia (Molnar, 1980) y *Antarctopelta oliveroi* en el Cretácico Superior de la Antártida (Salgado y Gasparini, 2006). En un trabajo reciente, Arbour y Currie (2015) consideran que los taxones *M. paravertebra* y *A. oliveroi* son *nomina dubia*. Asimismo, es relevante el hallazgo de restos esqueléticos de estegosaurios en el Cretácico Inferior de la Argentina (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013) y de anquilosaurios en el Cretácico Superior de la Argentina, Nueva Zelanda, y posiblemente Madagascar (véase Gasparini *et al.*, 1996; Novas, 2009; Maidment, 2010). El anquilosaurio argentino podría

Tabla 2. Registro icnológico fósil de dinosaurios tireóforos en Gondwana.

Icnotaxón	*Unidad geológica*	*Edad*	*Procedencia*	*Referencias*
Posibles icnitas de tireóforos [4] (rastrilladas cuadrúpedas)	*Fm. Arganane*	*Pliensbachiense*	*Marruecos*	*Boutakiout* et al. *(2014)*
Posibles icnitas de tireóforos (rastrilladas bípedas)	*Fm. Arhbalou*	*Pliensbachiense*	*Marruecos*	*Hadri* et al. *(2007)*
Supuestas icnitas de estegosaurios [5] (cf. **Stegopodus** *isp.)**	*Fm. indeterminada*	*Bathoniense*	*Marruecos*	*Gierliński* et al. *(2009)*
Deltapodus *isp. [5]*	*Fm. Iouaridène*	*?Oxfordiense–Kimmeridgiense*	*Marruecos*	*Belvedere y Mietto (2009)*
Posibles icnitas de tireóforos (varios morfotipos, incluyen rastrilladas de anquilosaurios) [6]	*Fm. La Puerta*	*Límite Jurásico/Cretácico*	*Bolivia*	*Apesteguía y Gallina (2011)*
Posibles huellas de estegosaurios [12]	*Broome Sandstone*	*Valanginiense–Barremiense*	*Australia*	*Salisbury* et al. *(2014)*
cf. **Tetrapodosaurus** isp.	*Broome Sandstone*	*Valanginiense–Barremiense*	*Australia*	*McCrea* et al. *(2011)*
Supuestas icnitas de anquilosaurios [13] (rastrilladas pseudobípedas)	*Fm. Piranhas*	*Cretácico pre-Aptiense*	*Brasil*	*Novas (2009)*
Ligabueichnium bolivianum *[21] (rastrilladas cuadrúpedas de apariencia bípeda, anquilosaurios o ceratopsios?)**	*Fm. Toro Toro*	*Campaniense (según Meyer* et al.*, 2001)*	*Bolivia*	*Leonardi (1984, 1994)*
Posibles icnitas de anquilosaurios [21] (rastrilladas cuadrúpedas)	*Fm. El Molino*	*Maastrichtiense*	*Bolivia*	*McCrea* et al. *(2001); Meyer* et al. *(2001)*

Los números entre corchetes hacen referencia a los mapas de la Figura 2. Se indica con un asterisco el material cuyas afinidades son controvertidas.
Abreviatura: Fm., *Formación.*

representar un nuevo taxón (Arbour y Currie, 2015). Queda pendiente de confirmar la posible presencia de anquilosaurios y estegosaurios en el Cretácico Superior de la India.

Asimismo, se conocen interesantes evidencias icnológicas de tireóforos en África, Australia y Sudamérica: icnitas de un posible estegosaurio (*Deltapodus*) en Marruecos (Belvedere y Mietto, 2010); huellas vinculadas con varios tipos de tireóforos en el límite Jurásico–Cretácico de Bolivia, que incluirían uno de los registros icnológicos de huellas anquilosaurianas más antiguos (Apesteguía y Gallina, 2011); huellas relacionadas con anquilosaurios (cf. *Tetrapodosaurus* según McCrea *et al.*, 2011), y posibles huellas de estegosaurios (Salisbury *et al.*, 2014) en el Cretácico Inferior de Broome, en Australia. El único icnotaxón de tireóforo definido en Gondwana es *Ligabueichnium bolivianum*, del Cretácico Superior de Bolivia (Leonardi, 1984), a partir de huellas de un supuesto anquilosaurio de gran tamaño (véase McCrea *et al.*, 2001; Meyer *et al.*, 2001).

Las relaciones filogenéticas y la interpretación paleobiogeográfica de los estegosaurios gondwánicos están por resolverse. *Kentrosaurus* fue interpretado como un estegosáurido derivado en estudios preliminares (Carpenter *et al.*, 2001; Galton y Upchurch, 2004), pero en análisis recientes parece ocupar una posición más basal entre los Stegosauridae (Escaso *et al.*, 2007; Maidment, 2010). Por su parte, *Paranthodon* parece estrechamente relacionado con *Tuojiangosaurus* de China, formando ambos un clado en politomía con Stegosauridae y Huayangosauridae dentro de Stegosauria (Maidment, 2010). No obstante, es preciso tener en cuenta que *Paranthodon* está basado en un fragmento craneal y que la resolución del resultado obtenido es baja. En cualquier caso, los datos actuales sugieren que los estegosaurios africanos no resultan de una radiación única. *Kentrosaurus* y *Paranthodon* posiblemente testimonian dos

dispersiones independientes desde los continentes de Laurasia hasta Gondwana vía África en algún momento del Jurásico Medio–Tardío.

Durante el Cretácico Temprano, la distribución de los estegosaurios parece haber estado restringida a áreas de latitud media (entre 30° y 50°) en ambos hemisferios (Patagonia y Sudáfrica en el hemisferio sur), lo que podría deberse a influencias climáticas o a posibles sesgos, ya sean de tipo tafonómico o de muestreo (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013). Aunque se han descrito restos esqueléticos e icnitas de estegosaurios en el Cretácico Superior de la India, las evidencias aportadas no son concluyentes, por lo que la hipótesis de trabajo a contrastar es que la extinción del grupo a nivel mundial tuvo lugar a mediados del Cretácico (Maidment, 2010).

Los anquilosaurios gondwánicos eran formas de tamaño pequeño: *Minmi*, *Antarctopelta* y un taxón indeterminado de Patagonia probablemente no superaban los 3–4 m de longitud. Las relaciones filogenéticas de estos anquilosaurios están sin resolver y por ende su significado paleobiogeográfico es una cuestión abierta. *Minmi* ha sido interpretado en recientes análisis cladísticos como un miembro basal de Ankylosauria (Kirkland, 1998; Carpenter, 2001; Arbour y Currie, 2015) o un miembro basal de Ankylosauridae (Vickaryous *et al.*, 2004; Thompson *et al.*, 2012). Por su parte, *Antarctopelta* fue considerado originalmente un taxón con una mezcla de caracteres de Ankylosauridae y Nodosauridae (Salgado y Gasparini, 2006), antes de ser asignado a Nodosauridae. En el análisis de Thompson *et al.* (2012), *Antarctopelta* es el nodosáurido más basal, mientras que para Arbour y Currie (2015) se trata de un nodosáurido más evolucionado. Según estos últimos autores, la presencia de un escudo pélvico compuesto por osteodermos hexagonales fusionados sugiere que *Antarctopelta* presenta afinidades con nodosáuridos norteamericanos como *Stegopelta* y *Glyptodontopelta* ("Stegopeltinae" de Ford, 2000; véase Arbour y Currie, 2015). El anquilosaurio indeterminado de Patagonia podría estar relacionado con nodosáuridos derivados del Cretácico Superior de América del Norte (Arbour y Currie, 2015). En cualquier caso, las evidencias disponibles no apoyan una radiación única de anquilosaurios gondwánicos (Arbour y Currie, 2015). *Antarctopelta* y el anquilosaurio patagónico podrían ser los testigos de la dispersión de un linaje de nodosáuridos desde Norteamérica hasta el hemisferio sur durante el Cretácico Tardío, como ya plantearon Coria y Salgado (2001). Otros grupos de dinosaurios, como los hadrosaurios, apoyan la hipótesis de un intercambio faunístico entre América del Norte y del Sur durante el Cretácico Tardío (véase Coria, 2012 y referencias). Por su parte, *Minmi* podría representar un linaje independiente de anquilosaurios que se estableció en Australia antes de la separación entre Ankylosauridae y Nodosauridae (Arbour y Currie, 2015), lo que implicaría un episodio temprano de vicarianza en la historia evolutiva de los Ankylosauria. El clado Nodosauridae parece estar registrado en Gondwana, mientras que la presencia de Ankylosauridae es dudosa y queda supeditada a la interpretación filogenética que se haga de *Minmi* (Novas, 2009; Arbour y Currie, 2015).

AGRADECIMIENTOS

Con este trabajo queremos rendir homenaje a la Dra. Zulma Gasparini, especialmente por su labor pionera, su inteligencia en el trabajo, sus sabios consejos, su trato amable, su saber estar, y también por su amistad. Lo que ha venido (y sigue) haciendo Zulma es un magnífico ejemplo para varias generaciones de paleontólogos de vertebrados. Le estamos muy agradecidos por haber podido compartir con ella tan buenos momentos y gratificantes experiencias. Nuestro agradecimiento va también dirigido al Dr. J. I. Canudo (Universidad de Zaragoza) y a un revisor anónimo por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito, y a las Dras. M. Fernández y Y. Herrera por su ayuda editorial. El trabajo de X.P.S. e I.D.M. está subvencionado por el Ministerio de Economía y Competitividad de España (Secretaría de Estado de Investigación, Desarrollo e Innovación, proyecto CGL2013-47521-P), el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER), y el Grupo de investigación IT834-13 del Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza.

Nota: en este trabajo no se han tenido en cuenta las recientes publicaciones sobre tireóforos de R. Ulansky (que incluyen la descripción de varios nuevos taxones sin haber estudiado el material de primera mano), al considerar que suponen una mala praxis en Paleontología.

REFERENCIAS

Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Pais, D.F. y Salisbury, S.W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 257–300.

Apesteguía, S. y Gallina, P.A. 2011. *Tunasniyoj*, a dinosaur tracksite from the Jurassic Cretaceous boundary of Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 267–277.

Arbour, V.M. y Currie, P.J. 2013. *Euoplocephalus tutus* and the diversity of ankylosaurid dinosaurs in the Late Cretaceous of Alberta, Canada, and Montana, USA. *PLoS ONE* 8: e62421.

Arbour, V.M. y Currie, P.J. 2015. Systematics, phylogeny and palaeobiogeography of the ankylosaurid dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*. Doi: 10.1080/14772019.2015.1059985

Avanzini, M., Leonardi, G., Tomasoni, R. y Campolongo, M. 2001. Enigmatic dinosaur trackways from the Lower Jurassic (Pliens-

bachian) of the Sarca valley, Northeast Italy. *Ichnos* 8: 235–242.

Averianov, A.O., Bakirov, A.A. y Martin, T. 2007. First definitive stegosaur from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan. *Paläontologische Zeitschrift* 81: 440–446.

Bandyopadhyay, S. 1999. Gondwana vertebrate faunas. *PINSA* 65: 285–313.

Barrett, P.M., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Tumanova, T., Inglis, M., Pickering, D., Kool, L. y Kear, B. 2010. Ankylosaurian dinosaur remains from the Lower Cretaceous of southeastern Australia. *Alcheringa* 34: 205–217.

Belvedere, M. y Mietto, P. 2010. First evidence of stegosaurian *Deltapodus* footprints in North Africa (Iouaridène Formation, Upper Jurassic, Morocco). *Palaeontology* 53: 233–240.

Blows, W.T. y Honeysett, K. 2014. New teeth of nodosaurid ankylosaurs from the Lower Cretaceous of Southern England. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 835–841.

Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* A 30: 73–130.

Boutakiout, M., Masrour, M. y Pérez-Lorente, F. 2014. Icnitas tireóforas y terópodas en Ansous (Pliensbachiense, Alto Atlas Central, Marruecos). *Geogaceta* 55: 75–78.

Broom, R. 1912. Observations on some specimens of South African fossil reptiles preserved in the British Museum. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 2: 19–25.

Butler, R.J., Porro, L.B. y Heckert, A.B. 2006. A supposed heterodontosaurid tooth from the Rhaetian of Switzerland and a reassessment of the European Late Triassic record of Ornithischia (Dinosauria). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2006: 613–633.

Butler, R.J., Upchurch, P. y Norman, D.B. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 1–40.

Carpenter, K. 1984. Skeletal reconstruction and life restoration of *Sauropelta* (Ankylosauria: Nodosauridae) from the Cretaceous of North America. *Canadian Journal of Earth Sciences* 21: 1491–1498.

Carpenter, K. 2001. Phylogenetic analysis of the Ankylosauria. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 455–483.

Carpenter, K. 2012. Ankylosaurs. En: M.K. Brett-Surman, T.R. Holtz, y J.O. Farlow (Eds.), *The Complete Dinosaur.* Second edition. Indiana University Press, Bloomington, p. 505–525.

Carpenter, K. y Kirkland, J.I. 1998. Review of Lower and Middle Cretaceous ankylosaurs from North America. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 14: 249–270.

Carpenter, K., Miles, C.A. y Cloward, K. 2001. New primitive stegosaur from the Morrison Formation, Wyoming. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 55–75.

Carpenter, K., Bartlett, J., Bird, J. y Barrick, R. 2008. Ankylosaurs from the Price River Quarries, Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), east-central Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 1089–1101.

Carrano, M.T. y Sampson, S.D. 2008. The phylogeny of the Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 183–236.

Carrano, M.T., Wilson, J.A. y Barrett, P.M. 2010. The history of dinosaur collecting in central India, 1828–1947. En: R.T.J. Moody, E. Buffetaut, D. Naish y D.M. Martill (Eds.), *Dinosaurs and Other Extinct Saurians: A Historical Perspective*. Special Publications of the Geological Society of London 343. Geological Society, Londres, p. 161–173.

Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Santisteban Bové, C. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Estegosaurios (Dinosauria) del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología* Número extraordinario Homenaje al Prof. J. Truyols: 57–63.

Chakravarti, D.K. 1934. On a stegosaurian humerus from the Lameta Beds of Jubbulpore. *Quarterly Journal of the Geological, Mining and Metallurgical Society of India* 30: 75–79.

Chakravarti, D.K. 1935. Is *Lametasaurus indicus* an armored dinosaur? *American Journal of Science* 230: 138–141.

Chatterjee, S. y Rudra, D.K. 1996. KT events in India: impact, rifting, volcanism and dinosaur extinction. *Memoirs of the Queensland Museum* 39: 489–532.

Cobos, A., Royo-Torres, R., Luque, L., Alcalá, L. y Mampel, L. 2010. An Iberian stegosaurs paradise: The Villar del Arzobispo Formation (Tithonian–Berriasian) in Teruel (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 223–236.

Contessi, M. 2013. A new dinosaur ichnofauna from Tunisia: Implications for the palaeobiogeography of peri-Adriatic carbonate platforms in the mid-Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 392: 302–311.

Coombs, W.P. Jr. 1978. The families of the ornithischian dinosaur Order Ankylosauria. *Palaeontology* 21: 143–170.

Coombs, W.P. Jr. y Maryańska, T. 1990. Ankylosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 456–483.

Coria, R.A. 2012. South American hadrosaurids. The gentle geodispersal. En: P. Huerta-Hurtado, F. Torcida Fernández-Baldor y J.I. Canudo Sanagustín (Eds.), *Actas de las V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas, Salas de los Infantes, Burgos, p. 31–39.

Coria, R.A. y Salgado, L. 2001. South American ankylosaurs. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 159–168.

D'Emic, M.D., Wilson, J.A. y Chatterjee, S. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 165–177.

De Valais, S., Apesteguía, S. y Udrizar Sauthier, D. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeruá (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 40: 507–502.

Díaz-Martínez, I., Pereda-Suberbiola, X., Pérez-Lorente, F. y Canudo, J.I. 2015. Ichnotaxonomic review of large ornithopod dinosaur tracks: Temporal and geographic implications. *PLoS ONE* 10: e0115477.

Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. y Barriga, F. 2007. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften* 94: 367–374.

Ford, T.L. 2000. A review of ankylosaur osteoderms from New Mexico and a preliminary review of ankylosaur armor. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 17: 157–176.

Galli, C. y Dingman, R. 1962. *Cuadrángulos Pica, Alca, Matilla y Chacarilla, con un estudio sobre recursos de agua subterránea, provincia de Tarapacá*. Carta Geológica de Chile 7–10: 123 p.

Galton, P.M. 1981. *Craterosaurus pottonensis* Seeley, a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of England, and a review of Cretaceous stegosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 161: 28–46.

Galton, P.M. 1982. The postcranial anatomy of stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus* from the Upper Jurassic of Tanzania, East Africa. *Geologica et Palaeontologica* 15: 139–160.

Galton, P.M. 1983. Armored dinosaurs (Omithischia: Ankylosauria) from the Middle and Upper Jurassic of Europe. *Palaeontographica* A 182: 1–25.

Galton, P.M. 1985. British plated dinosaurs (Ornithischia, Stegosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 5: 211–254.

Galton, P.M. 1991. Postcranial remains of stegosaurian dinosaur *Dacentrurus armatus* from Upper Jurassic of France and Portugal. *Geologica et Palaeontologica* 25: 299–327.

Galton, P.M. 2005. Bones of large dinosaurs (Prosauropoda and Stegosauria) from the Rhaetic Bone Bed (Upper Triassic) of Aust Cliff, southwest England. *Revue de Paléobiologie* 24: 51–74.

Galton, P.M. 2012. Stegosaurs. En: M.K. Brett-Surman, T.R. Holtz y J. Farlow (Eds.), *The Complete Dinosaur.* Second edition. Indiana University Press, Bloomington, p. 482–504.

Galton, P.M. y Coombs, W.A., Jr. 1981. *Paranthodon africanus* (Broom), a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of South Africa. *Geobios* 14: 299–309.

Galton, P.M. y Upchurch, P. 2004. Stegosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley y Los Angeles, p. 343–362.

Gangloff, R.A., May, K.C. y Storer, J.E. 2004. An early Late Cretaceous dinosaur tracksite in central Yukon territory, Canada. *Ichnos* 11: 299–309.

Garcia, G. y Pereda-Suberbiola, X. 2003. A new species of *Struthiosaurus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous of Villeveyrac (southern France). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 156–165.

Gasparini, Z., Olivero, E., Scasso, R. y Rinaldi, C. 1987. Un ankilosaurio (Reptilia, Ornithischia) campaniano en el continente antártico. *10º Congresso Brasileiro* de *Paleontologia* (Río de Janeiro), *Anales*: 131–141.

Gasparini, Z., Pereda-Suberbiola, X. y Molnar, R. 1996. New data on the ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Memoirs of Queensland Museum* 39: 583–594.

Gierliński, G. 1999. Tracks of a large thyreophoran dinosaur from the Early Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 44: 231–234.

Gierliński, G. y Lockley M.G. 2013. First report of probable therizinosaur (cf. *Macropodosaurus*) tracks from North America, with notes on the neglected vertebrate ichnofauna of the Ferron Sandstone. En: A.L. Titus y M.A. Loewen (Eds.), *At the Top of the Grand Staircase*. Indiana University Press, Bloomington, p. 530–535.

Gierliński, G.D. y Sabath, K. 2008. Stegosaurian footprints from the Morrison Formation of Utah and their implications for interpreting other ornithischian tracks. *Oryctos* 8: 29–46.

Gierliński, G., Niedźwiedzki, G. y Nowacki, P. 2009. Small theropod and ornithopod footprints in the Late Jurassic of Poland. *Acta Geologica Polonica* 59: 221–234.

Hadri, M., Pereda-Suberbiola, X., Boutakiout, M. y Pérez-Lorente, F. 2007. Icnitas de posibles dinosaurios tireóforos del Jurásico Inferior (Alto Atlas, Goulmina, Marruecos). *Revista Española de Paleontología* 22: 147–156.

Han, F., Zheng, W., Hu, D., Xu, X. y Barrett, P.M. 2014. A new basal ankylosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of Liaoning Province, China. *PLoS ONE* 9: e104551.

Haubold, H. 1971. Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. En: O. Kühn (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*, *Teil 18*. Gustav Fischer Verlarg, Stuttgart, p. 1–124.

Hennig, E. 1915. *Kentrosaurus aethiopicus*, der Stegosauride des Tendaguru. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin* 1915: 219–247.

Hennig, E. 1925. *Kentrurosaurus aethiopicus,* die Stegosaurier-funde von Tendaguru, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica, Supplement* 7: 103–254.

Hornung, J.J. y Reich, M. 2014. *Metatetrapous valdensis* Nopcsa, 1923 and the presence of ankylosaur tracks (Dinosauria: Thyreophora) in the Berriasian (Early Cretaceous) of Northwestern Germany. *Ichnos* 21: 1–18.

Huene, F. von 1929. Los Saurisquios y Ornithisquios de Cretacéo Argentino. *Anales del Museo de La Plata* (serie 2) 3: 1–196.

Huene, F. von 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 66: 181–198.

Huene, F. von y Matley, C.A. 1933. The Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the central provinces of India. *Palaeontologia Indica* 21: 1–74.

Hups, K., Lockley, M.G., Foster, J. y Gierliński, G. 2008. The first ankylosaur track from the Jurassic. *Journal of Vertebrate Paleontology,* Supplement 28, 3: 94A.

Irmis, R.B. y Knoll, F. 2008. New ornithischian dinosaur material from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 247: 117–128.

Jacobs, L.L., Winkler, D.A., Kaufulu, Z.M. y Downs, W.R. 1990. The Dinosaur beds of northern Malawi, Africa. *National Geographic Research* 6: 196–204.

Jain, S.L. 1989. Recent dinosaur discoveries in India, including eggshells, nests and coprolites. En: D.D. Gillette y M.G. Lockley (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 99–108.

Jia, C., Foster, C.A., Xu, X. y Clark, J.M. 2007. The first stegosaur (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Jurassic Shishugou Formation of Xinjiang, China. *Acta Geologica Sinica* 81: 351–356.

Kirkland, J.I. 1998. A polacanthine ankylosaur (Ornithischia: Dinosauria) from the Early Cretaceous (Barremian) of eastern Utah. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 14: 271–281.

Lamanna, M.C., Smith, J.B., Attia, Y.S. y Dodson, P. 2004. From dinosaurs to dyrosaurids (Crocodyliformes): Removal of the post-Cenomanian (Late Cretaceous) record of Ornithischia from Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 764–768.

Leahey, L.G. y Salisbury, S.W. 2013. First evidence of ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora) from the mid-Cretaceous (late Albian–Cenomanian) Winton Formation of Queensland, Australia. *Alcheringa* 37: 249–257.

Le Loeuff, J., Lockley, M., Meyer, C. y Petit, J.P. 1999. Discovery of a thyreophoran trackway in the Hettangian of central France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 328: 215–219.

Le Loeuff, J., Lang, E., Cavin, L. y Buffetaut, E. 2012. Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaur sites from the Continental Intercalaire and other African formations. *Journal of Stratigraphy* 36: 486–502.

Leonardi, G. 1984. Le impronte fossili di dinosauri. En: J.F. Bonaparte, E.H. Colbert, P.J. Currie, A. de Ricqlès, Z. Kielan-Jaworowska, G. Leonardi, N. Morello y P. Taquet (Eds.), *Sulle Orme dei Dinosauri*. Erizzo, Venecia, p. 163–186.

Leonardi, G. 1989. Inventory and Statistics of the South American Dinosaurian Ichnofauna and its Paleobiological Interpretation. En: D.D. Gillette, y M.G. Lockley (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*.

Cambridge University Press, Cambridge, p. 165–178.

Leonardi, G. 1994. *Annotated Atlas of South America tetrapod footprints (Devonian to Holocene)*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Brasilia, 248 p.

Li, K., Liu, J., Yang, C. y Hu, F. 2011. Dinosaur assemblages from the Middle Jurassic Shaximiao Formation and Chuanjie Formation in the Sichuan-Yunnan Basin, China. *Volumina Jurassica* 9: 21–42.

Li, J., Lockley, M.G., Zhang, Y., Hu, S., Matsukawa M. y Bai, Z. 2012. An important ornithischian tracksite in the Early Jurassic of the Shenmu Region, Shaanxi, China. *Acta Geologica Sinica* 86: 1–10.

Lockley, M.G. y Hunt, A.P. 1998. A probable stegosaur track from the Morrison Formation of Utah. *Modern Geology* 23: 331–342.

Lockley, M.G. y Meyer, C.A. 2000. *Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of Europe*. Columbia University Press, New York, 323 p.

Lockley, M.G. y Wright, J.L. 2001. Trackways of large quadrupedal ornithopods from the Cretaceous: a review. En: D.H. Tanke y K. Carpenter (Eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington, p. 428–442.

Lockley, M.G., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Avanzini, M. 2008. A review of vertebrate track assemblages from the Late Jurassic of Asturias, Spain with comparative notes on coeval ichnofaunas from the western USA: implications for faunal diversity in siliciclastic facies assemblages. *Oryctos* 8: 53–70.

Lockley, M.G., Li, J., Li, R., Matsukawa, M., Harris, J.D. y Xing, L. 2013. A review of the tetrapod track record in China, with special reference to type ichnospecies: implications for ichnotaxonomy and paleobiology. *Acta Geologica Sinica* 87: 1–20.

Maidment, S.C.R. 2010. Stegosauria: a historical review of the body fossil record and phylogenetic relationships. *Swiss Journal of Geosciences* 103: 199–210.

Maidment, S.C.R. y Barrett, P.M. 2014. Osteological correlates for quadrupedality in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 53–70.

Maidment, S.C.R. y Wei, G. 2006. A review of Late Jurassic stegosaurs from the People's Republic of China. *Geological Magazine* 143: 621–634.

Maidment, S.C.R., Norman, D.B., Barrett, P.M. y Upchurch, P. 2008. Systematics and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 367–407.

Maier, G. 2003. *African Dinosaurs Unearthed. The Tendaguru Expeditions*. Indiana University Press, Bloomington, 380 p.

Mallison, H. 2011. The real lectotype of *Kentrosaurus aethiopicus* Hennig 1915. *Neues Jahrbuch für Geologie und Pälaontologie* 259: 197–206.

Mateus, O., Maidment, S.C.R. y Christiansen, N.A. 2009. A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society London* B 276: 1815–1821.

Mateus, O., Milàn, J., Romano, M. y Whyte, M.A. 2011. New finds of stegosaur tracks from the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 651–658.

Matley, A. 1923. Note on an armoured dinosaur from the Lameta Beds of Jubbulpore. *Records of the Geological Survey of India* 55: 105–109.

Matley, C.A. 1931. Recent discoveries of dinosaurs in India. *Geological Magazine* 68: 274–282.

McCrea, R., Lockley, M.G. y Meyer, C.A. 2001. Global distribution of purported ankylosaur track occurrences. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 413–453.

McCrea, R.T., Lockley, M.G., Haines, P.W. y Draper, N. 2011. *Palaeontology Survey of the Broome Sandstone - Browse LNG Precinct Report*. Government of Western Australia, Department of State Development, Perth, 120 p.

Meyer, C.A., Hippler, D. y Lockley, M.G. 2001. The Late Cretaceous vertebrate ichnofacies of Bolivia – facts and implications. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 7: 133–138.

Milàn, J. 2011. New theropod, thyreophoran, and small sauropod tracks from the Middle Jurassic Bagå Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 59: 51–59.

Milàn, J. y Bromley, R.G. 2005. Dinosaur footprints from the Middle Jurassic Bagå Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 52: 7–15.

Milàn, J. y Chiappe, L.M. 2009. First American record of the Jurassic ichnospecies *Deltapodus brodricki* and a review of the fossil record of stegosaurian footprints. *Journal of Geology* 117: 343–348.

Milàn, J. y Gierliński, G. 2004. A probable thyreophoran (Dinosauria, Ornithischia) footprint from the Upper Triassic of southern Sweden. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 51: 71–75.

Mohabey, D.M. 1986. Note on dinosaur foot print from Kheda District, Gujarat. *Journal of the Geological Society of India* 27: 456–459.

Molnar, R.E. 1980. An ankylosaur (Ornithischia) from the Lower Cretaceous of southern Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 20: 77–87.

Molnar, R.E. 1996. Preliminary report of a new ankylosaur from the Early Cretaceous of Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum* 39: 653–668.

Molnar, R.E. 2001. Armor of the small ankylosaur *Minmi*. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 341–362.

Molnar, R.E. y Clifford, H.T. 2000. Gut contents of a small ankylosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 194–196.

Molnar, R.E. y Frey, E. 1987. The paravertebral elements of the Australian ankylosaur *Minmi* (Reptilia: Ornithischia, Cretaceous). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 175: 19–37.

Molnar, R.E. y Wiffen, J. 1994. A Late Cretaceous polar dinosaur fauna from New Zealand. *Cretaceous Research* 15: 689–706.

Nath, T.T., Yadagiri, P. y Moitra, A.K. 2002. First record of armoured dinosaur from the Lower Jurassic Kota Formation, Prahita-Godivari Valley, Andhra Pradesh. *Journal of the Geological Society of India* 59: 575–577.

Nicosia, U., Marino, M., Mariotti, N., Muraro, C., Panigutti, S., Petti, F.M. y Sacchi, E. 2000. The Late Cretaceous dinosaur tracksite near Altamura (Bari, southern Italy). *Geologica Romana* 35 (1999): 237-247.

Nopcsa, F. 1915. Die Dinosaurier der siebenburgischen Landesteile Ungarns. *Mittheilungen aus dem Jahrbuch der Ungarischen geologischen Reichsanst* 23: 1–26.

Norman, D.B., Witmer, L.M. y Weishampel, D.B. 2004. Basal Thyreophora. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, p. 335–342.

Norman, D.B., Butler, R.J. y Maidment, S.C.R. 2007. Reconsidering the status and affinities of the ornithischian dinosaur *Tatisaurus oehleri* Simmons, 1965. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 865–874.

Novas, F.E. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Bloomington, 452 p.

Novas, F.E., Chatterjee, S., Rudra, D.K. y Datta, P.M. 2010. *Rahiolisaurus gujaratensis*, n. gen. n. sp., a new abelisaurid theropod

from the Late Cretaceous of India. En: S. Bandyopadhyay (Ed.), *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*, *Lecture Notes in Earth Sciences* 132. Springer-Verlag, Berlín, p. 45–62.

Olivero, E.B. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research* 34: 348–366.

Olivero, E., Gasparini, Z., Rinaldi, C. y Scasso, R. 1991. First record of dinosaurs in Antarctica (Upper Cretaceous, James Ross Island): paleogeographic implications. En: M.R.A. Thompson, J.A. Crame y J.W. Thompson (Eds.), *Geological Evolution of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 617–622.

Ősi, A. 2005. *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 370–383.

Ősi, A. y Makádi, L. 2009. New remains of *Hungarosaurus tormai* (Ankylosauria, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary: skeletal reconstruction and body mass estimation. *Palaeontologische Zeitschrift* 83: 227–245.

Ősi, A., Codrea, V., Prondvai, E. y Csiki-Sava, Z. 2014. New ankylosaurian material from the Upper Cretaceous of Transylvania. *Annales de Paléontologie* 100: 257–271.

Owen, R. 1861. On the Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Part 5. *Palaeontographical Society Monographs* 12: 31–39.

Pascual, C., Canudo, J.I., Hernández, N., Barco, J.L. y Castanera, D. 2012. First record of stegosaur dinosaur tracks in the Lower Cretaceous (Berriasian) of Europe (Oncala group, Soria, Spain). *Geodiversitas* 34: 297–312.

Pereda-Suberbiola, X. 1993. *Hylaeosaurus*, *Polacanthus*, and the systematics and stratigraphy of Wealden armoured dinosaurs. *Geological Magazine* 130: 767–781.

Pereda-Suberbiola, X. y Barrett, P.M. 1999. A systematic review of ankylosaurian dinosaurian remains from the Albian–Cenomanian of England. *Special Papers in Palaeontology* 60: 177–208.

Pereda-Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P.M. y Sanz, J.L. 2005. Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyszewskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 235: 175–196.

Pereda-Suberbiola, X., Galton, P.M., Mallison, H. y Novas, F. 2013. A plated dinosaur (Ornithischia, Stegosauria) from the Early Cretaceous of Argentina, South America: an evaluation. *Alcheringa* 37: 65–78.

Petti, F.M., Porchetti, S.D.O., Sacchi, E. y Nicosia, U. 2010. A new purported ankylosaur trackway in the Lower Cretaceous (lower Aptian) shallow-marine carbonate deposits of Puglia, southern Italy. *Cretaceous Research* 31: 546–552.

Piveteau, J. 1926. Contribution à 1'étude des formations lagunaires du Nord-Ouest de Madagascar. *Bulletin de la Société géologique de France* 26: 33–38.

Prasad, G.V.R. y Manhas, B.K. 2007. A new docodont mammal from the Jurassic Kota Formation of India. *Palaeontologia Electronica* 10: 7A.

Rauhut, O.W.M. y López-Arbarello, A. 2009. Considerations on the age of the Tiouarén Formation (Iullemmeden Basin, Niger, Africa): Implications for Gondwanan Mesozoic terrestrial vertebrate faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271: 259–267.

Redelstorff, R., Sander, P.M. y Galton, P.M. 2014. Unique bone histology in partial large bone shafts from Upper Triassic of Aust Cliff, England: An early independent experiment in gigantism. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 607–615.

Ricqlès, A. de, Pereda-Suberbiola, X., Gasparini, Z. y Olivero, E. 2001. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of Antarctica. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 7: 171–174.

Ridgwell, N. y Sereno, P.C. 2010. A basal thyreophoran (Dinosauria, Ornithischia) from the Tiouraren Formation of Niger. *Journal Vertebrate Paleontology* 30, *Supplement*: 150A–151A.

Romano, M. y Whyte M.A. 2015. Could stegosaurs swim? Suggestive evidence from the Middle Jurassic tracksite of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*. Doi:10.1144/pygs2015-35.

Rubilar-Rogers, D., Moreno, K., Blanco, N. y Calvo, J. 2008. Theropod dinosaur trackways from the Lower Cretaceous of the Chacarilla Formation, Chile. *Revista Geológica de Chile* 35: 175–184.

Salgado, L. y Gasparini, Z. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas* 28: 119–135.

Salisbury, S., Romilio, A., Herne, M., Tucker, R. y Nair, J. 2014. The Early Cretaceous dinosaurian ichnofauna of the Broome Sandstone from the Walmadany area (James Price Point) of the Dampier Peninsula, Western Australia. *Journal Vertebrate Paleontology* 34, *Supplement* 1: 219.

Senter, P. 2010. Evidence for a sauropod-like metacarpal configuration in stegosaurian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 427–432.

Sereno, P.C. 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research* 2: 234–256.

Sereno, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 210: 41–83.

Thompson, R.S., Parish, J.C., Maidment, S.C.R. y Barrett, P.M. 2012. Phylogeny of the ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 301–312.

Thulborn, T. 1990. *Dinosaurs Tracks*. Chapman and Hall, London, 409 p.

Vickaryous, M.K., Russell, A.P. y Currie, P.J. 2001. The cranial ornamentation of ankylosaurs (Ornithischia: Thyreophora): reappraisal of developmental hypothesis. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs.* Indiana University Press, Bloomington, p. 318–340.

Vickaryous, M.K., Maryańska, T. y Weishampel D.B. 2004. Ankylosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria.* Second edition. University of California Press, Berkeley, p. 363–392.

Vidal, D., Ortega, F. y Sanz, J.L. 2014. Titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Spain) and their implications on the armur of Laurasian titanosaurs. *PLoS ONE* 9: e102488.

Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Sahni, A., Gomani, E.M.P. y Noto, C.R. 2004. Dinosaur distribution. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, p. 517–606.

Whyte, M.A. y Romano, M. 2001. Probable stegosaurian dinosaur tracks from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of Yorkshire, England. *Proceedings of the Geologists' Association* 112: 45–54.

Wilson, J.A. y Mohabey, D.M. 2006. A Titanosauriform (Dinosauria: Sauropoda) axis from the Lameta Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Nand, Central India. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 26: 471–479.

Wilson, J.A., Sereno, P.C., Srivastava, S., Bhatt, D.K., Khosla, A. y Sahni, A. 2003. A new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous, Maastrichtian) of India. *Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan* 31: 1–42.

Xing, L., Wang, F., Pan, S. y Chen, W. 2007. The discovery of dinosaur footprints from the Middle Cretaceous Jiaguan Formation of Qijiang County, Chonqing City. *Acta Geologica Sinica* 81: 1591–1602.

Xing, L., Lockley, M.G., McCrea, R.T., Gierliński, G.D., Buckley, L.G., Zhang, J., Qi, L. y Jia, C. 2013. First record of *Deltapodus* tracks from the Early Cretaceous of China. *Cretaceous Research* 42: 5–65.

Xing, L., Lockley, M.G., Tang, Y., Klein, H., Zhang, J., Scott Persons IV, W., Dai, H. y Ye, Y. 2015. Theropod and Ornithischian footprints from the Middle Jurassic Yanan Formation of Zizhou County, Shaanxi, China. *Ichnos* 22: 1–11.

Yadagiri, P. y Ayyasami, K. 1978. New dinosaurian remains. *Geological Survey of India News* 9: 4.

Yadagiri, P. y Ayyasami, K. 1979. A new stegosaurian dinosaur from Upper Cretaceous sediments of south India. *Journal of the Geological Society of India* 20: 521–530.

Yang, J.-T., You H.-L., Li D.-Q. y Kong D.-L. 2013. First discovery of polacanthine ankylosaur in Asia. *Vertebrata PalAsiatica* 51: 265–277.

NOTA: Mientras este trabajo estaba en prensa, se ha publicado una revisión del material craneal de *Minmi* sp. del Cretácico Inferior de Australia. Dicho material se asigna a un nuevo género y especie (*Kunbarrasaurus ieversi*), por lo que el registro australiano contaría con dos géneros diferentes de anquilosaurio.

Leahey, L.G., Molnar, R.E., Carpenter, K., Witmer, L.M. y Salisbury, S.W. 2015. Cranial osteology of the ankylosaurian dinosaur formerly known as *Minmi* sp. (Ornithischia: Thyreophora) from the Lower Cretaceous Allaru Mudstone of Richmond, Queensland, Australia. PeerJ 3: e1475. Doi: 10.7717/peerj.1475.

Recibido: 21 de julio 2015
Aceptado: 26 de agosto de 2015